УДК 612.822.5:612.6

МЕХАНИЗМЫ СЕЗОННОЙ ЦИКЛИЧНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ

Сообщение I. Гипоталамический контроль развития и функции гонад

Б. Г. Новиков, Л. М. Руднева

(Киевский государственный университет)

Исследование биологии размножения животных в последнее время было связано с открытием ведущей роли гипоталамической области промежуточного мозга в регуляции генеративной и гормональной функции гонад. К настоящему времени изучена химическая природа гипоталамических веществ, рилизинг-гормонов, регулирующих гонадотропную функцию аденогипофиза, и выявлено место их синтеза в подбугорье. На млекопитающих установлено, что в гипоталамусе локализуются две раздельные зоны, контролирующие процесс продуцирования фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов. Достигнуты значительные успехи в расшифровке механизмов функциональных связей между отдельными компонентами системы гипоталамус — гипофиз — гонады. Работа этого комплекса протекает по принципу обратных связей, в основе которого лежит избирательная «рецепция» клеток к рилизинг-гормонам и нейроцитов соответствующих ядер гипоталамуса к гормонам гонад. Экспериментами с мечеными половыми гормонами показано, что они избирательно абсорбируются мембранами нейроцитов и затем связываются макромолекулами ядра (Eisenfeld, 1970; Chader, Viellee, 1970). Характерно, что функциональные связи между гипоталамусом, гипофизом и гонадами у многих животных устанавливаются уже в эмбриональный период (Мицкевич, 1972).

Приведенные данные получены преимущественно в опытах на млекопитающих, птицы же в этом направлении исследованы еще недостаточно. Между тем биологии размножения птиц присущи свои характерные черты, и поэтому механизмы регуляции развития и функции гонад этих животных могут иметь свои особенности.

В постэмбриональном развитии гонады птиц проходят «дофункциональную», или ростовую, и функциональную стадии (Светозаров и Штрайх, 1940). Первая стадия заканчивается к моменту начала гаметогенеза и связана преимущественно с ростовыми процессами. В это время, у уток, например, вес семенников и яичников увеличивается соответственно в 50 и 20 раз (Новиков, Руднева, Птица, 1967).

Для выяснения характера зависимости развития гонад в период ростовой стадии от гипоталамуса были проведены операции электролитического разрушения срединного возвышения у 10—15-дневных утят обоего пола (Новиков, Руднева, Феликс, 1966; Новиков, Руднев, Птица, 1967; Новиков, Руднева, 1968, 1970, 1973). В результате установлено, что у самцов и самок при полном разрушении срединного возвышения под воздействием длинного светового дня гонадотропоциты не дифференцировались и аденогипофиз весил в два раза меньше, чем у интактных птиц того же возраста. Ни в одном случае не наступили активация гаметогенеза и гипертрофия половых проводящих путей. Вместе с тем течение ростовой стадии развития семенников и яичников не нарушалось и

они достигали такой же массы, как у нормальных трехмесячных птиц до начала сперматогенеза и роста овоцитов. Эти данные позволяют заключить, что у птиц ростовая стадия развития гонад протекает независимо от гипоталамуса. Характерно, что в этот период развития половые железы у птиц не проявляют способности и к компенсаторной гипертрофии (Птица, 1964; Новиков, Птица, 1971).

В то же время эксперименты на различных видах птиц показали, что функциональная стадия развития гонад контролируется гипоталамусом. При блокаде поступления в аденогипофиз рилизинг-гормонов, которая достигалась путем разрушения срединного возвышения, гонады не активировались и сохраняли инфантильный характер (Новиков, Руднева, Птица, 1967; Новиков, Руднева, 1970). Перерезывание портальных сосудов или разрушение срединного возвышения в период половой активности птицы быстро приводит к угнетению гонадотропной функции гипофиза, приостановке откладывания яиц и обратному развитию гонад (Benoit, Assenmacher, 1955; Новиков, Руднева, 1964, 1968, 1970). После указанной операции половая железа птицы не отвечает на гонадостимулирующее действие света и утрачивает способность к сезонным изменениям ее функции.

При изучении механизмов репродуктивной функции у птиц исследователями был поставлен также вопрос о локализации в гипоталамусе структур, контролирующих выработку гонадотропин-рилизинг-гормонов. Его разработка, однако, связана со значительными техническими трудностями, и полученные к настоящему времени данные все еще носят противоречивый характер. Исследования гипоталамических «центров» контроля половой функции проводились преимущественно на млекопитающих, и их результаты авторами подробно рассмотрены ранее (Новиков, Руднева, 1973).

На птицах подобные исследования были начаты еще Бенуа и Ассенмаше (Benoit, Assenmacher, 1955), которые наблюдали у селезней глубокую депрессию семенников при обширном разрушении срединного возвышения, паравентрикулярных и супраоптических ядер. В дальнейшем эксперименты с локальным повреждением гипоталамуса проводились в нашей лаборатории (Новиков, Руднева, 1964, 1968, 1970; Новиков, Руднева, Феликс, 1966; Новиков, Руднева, Птица, 1967) не только на самцах, но и на самках пекинских уток различного возраста. Было установлено, что у уток функция семенников, яичников и обоих типов гонадотропоцитов угнетается при полном разрушении срединного возвышения, а также при раздельном или одновременном повреждении области супраоптических ядер медиальной группы и аркуатных ядер гипоталамуса. Если электрокоагуляция указанных ядер гипоталамуса проводилась у птенцов, то в этом случае у самцов и самок в течение круглого года сохранялся инфантильный характер гонад. Разрушение же указанных структур гипоталамуса у птиц в период размножения уже через несколько дней после операции приводило к прекращению откладывания яиц и редукции половых желез. Описанные эксперименты показывают, что в регуляции размножения у уток принимают участие структуры вентральной части передней области гипоталамуса с расположенными в ней ядрами преоптической зоны и супраоптического ядра медиальной группы, а также средней области, включающей аркуатные ядра основной группы.

Участие супраоптических ядер в регуляции функции гонад подтверждается и другимии наблюдениями. Так, процесс компенсаторной гипертрофии семенника у птиц связан с повышением нейросекреторной активности супраоптических ядер (Птица, 1964). Представляют значительный интерес и данные о морфологических связях этой гипоталамической

структуры со срединным возвышением. В отличие от млекопитающих у птиц в срединном возвышении хорошо различимы передний и задний отделы. В обоих отделах заканчиваются аксоны моноаминэргических нейроцитов инфундибулярных и туберальных ядер. У птиц, кроме того, в палисадную зону переднего отдела срединного возвышения поступают еще аксоны, содержащие альдегид-фуксинофильные гранулы, кторые, по мнению Окше (Oksche, 1970), являются отростками специальных нейроцитов супраоптического ядра. Характерно также, что от капилляров ростральной части срединного возвышения берут начало портальные сосуды, дренирующие паренхиму цефалической части аденогипофиза. По мнению некоторых исследователей, все эти факты также указывают на возможное участие крупноклеточных ядер гипоталамуса в контроле половой функции у птиц (Oksche, 1970; Алешин, 1972). Следует также отметить, что, по данным Стетсона (Stetson, 1973), у перепелов (*Coturnix* sp.) при разрушении передней и вентральной областей гипоталамуса наступала регрессия семенников и яичников. Правда, эксперименты по локальному повреждению передней зоны срединного возвышения пока не дали однозначного результата. Более согласованные данные получены при электролитическом повреждении мелкоклеточных ядер вентральной части серого бугра у перепела и овсянки — *Emberiza* sp. (Sharp, Follett, 1969; Stetson, 1971, 1972, 1973). При разрушении указанной зоны гипоталамуса угнеталась функция гонад. Стетсон на основании своих исследований на перепелах контроль за секрецией гипофизом лютеинизирующего гормона связывает с медиовентральным и задним отделами инфундибулярного ядерного комплекса. При разрушении же передних отделов этого ядерного комплекса угнетается секреция гипофизом фолликулостимулирующего гормона.

Приведенные данные показывают, что процессы гаметогенеза и гормональной функции гонад у птиц контролируются определенными структурами гипоталамуса. Естественно возникает вопрос о механизмах регуляции конечных звеньев полового цикла у птиц — формирования яйцевых оболочек в половых проводящих путях и акта откладывания яиц.

Литературные данные и результаты проведенных в нашей лаборатории исследований показывают, что эти процессы в известной мере находятся под контролем гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (ГГНС). В пользу такого заключения говорят прежде всего результаты изучения функционального состояния компонентов ГГНС на различных стадиях формирования яйцевых оболочек и во время откладывания яйца. В исследованиях на курах — белых леггорнах и гусях борковской породы установлено, что формирование яйца в яйцеводе и акт его откладывания связаны с существенными изменениями функциональной активности крупноклеточных ядер гипоталамуса, срединного возвышения и задней доли гипофиза (Мельник, 1968).

В момент откладывания яйца у кур и гусей наблюдается интенсивное выведение нейросекрета из нейроцитов паравентрикулярного и супраоптического ядер. В это время количество нейросекреторного вещества резко уменьшается во внешней зоне срединного возвышения и заметно возрастает во внутренней его зоне. Данные спектрофотометрии, световой и электронной микроскопии свидетельствуют, что акт откладывания яйца связан с интенсивной эвакуацией нейросекрета из задней доли гипофиза (Мельник, 1973). В это время его содержание в ней уменьшается в два раза. Второй цикл усиленного выведения нейросекрета у кур и гусей наблюдается ночью. После откладывания яйца усиливаются синтез нейросекрета и его депонирование во всех звеньях ГГНС.

Сопоставление рассмотренных данных позволяет заключить, что акт откладывания яйца связан с интенсивным выведением нейросекреторного вещества из всех звеньев ГГНС и значительным повышением его содержания в крови. Исходя из этого факта, можно допустить, что под воздействием экзогенных гормонов, депонированных в задней доле гипофиза, можно ускорить процесс откладывания яиц. Такой результат действительно был получен на курах (Burrows, Fraps, 1972) и в нашей лаборатории на гусях и курах (Новиков, Мельник, Данилова, 1971). Если курам за 3—4 часа до ожидаемого снесения яйца вводили по 3 ед. маммофизина, то они откладывали яйца уже через 2—8 мин. после инъекции (Новиков, Мельник, 1971). Гусям инъецировали маммофизин в той же дозе однократно за 6 час. до ожидаемого откладывания яйца, и они отложили яйца со скорлуповой оболочкой в среднем через 8 мин. после инъекции. Сходный результат был получен и в экспериментах с инъекцией питуитрина курам и гусям.

Гистофизиологические исследования показали, что при ускорении процесса откладывания яиц под воздействием маммофизина и питуитрина у кур и гусей несколько задерживалось выведение нейросекрета из всех звеньев ГГНС, и в этом, по-видимому, проявляется принцип обратных связей. Характерно, что экзогенный окситоцин в испытанных дозах почти не ускорял откладывания яиц и несколько снижал интенсивность выведения нейросекрета.

При выяснении роли ГГНС в рассматриваемом процессе представляют интерес и эксперименты с инъекцией веществ, задерживающих откладывание яиц. Так, однократные инъекции адреналина у кур и гусей задерживали откладывание очередного яйца. При вскрытии у подопытных птиц в нижней части яйцевода находили сформированное яйцо, а в верхней его части — зрелый овоцит. Этот факт, вероятно, свидетельствует об относительной независимости процессов овуляции и откладывания яиц. Обращает на себя внимание то, что торможение откладывания яиц под воздействием адреналина связано с подавлением процессов эвакуации нейросекрета из всех звеньев ГГНС. Задержку откладывания яиц у кур под воздействием адреналина наблюдали и другие авторы (Ishii, Hirano, Kobayashi, 1962). Для выяснения роли гипоталамического нейросекрета в акте откладывания яиц различными авторами были проведены эксперименты и с экстирпацией нейрогипофиза, но они дали противоречивые результаты (Ishii, Hirano, Kobayashi, 1962; Opel, 1965).

Результаты экспериментальных исследований подтверждают, следовательно, высказанную выше гипотезу о важной роли гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы в процессах формирования и откладывания яиц. Вместе с тем они показывают, что скорлуповый отдел яйцевода значительно менее чувствителен к окситоцину, чем к другим гормонам, которые продуцируются крупноклеточными ядрами гипоталамуса и депонируются в задней доле гипофиза.

Сопоставление описанных выше данных показывает, что функциональные корреляции между гипоталамусом, гипофизом, генеративной и гормональной функциями гонад у птиц начинают проявляться на относительно поздних стадиях постэмбрионального развития. Причем отдельные звенья полового цикла отличаются по характеру механизмов их реализации.

ЛИТЕРАТУРА

Алешин Б. В. 1972. Изменение гипоталамо-гипофизарных соотношений в эволюции и онтогенезе. В сб.: «Ведущие факторы онтогенеза». К.
Мельник Л. А. 1968. Состояние крупноклеточных ядер гипоталамуса, срединного возвышения и нейрогипофиза у кур при откладке яйца. В сб.: «Нейро-эндокринные корреляции». Обнинск.
Её же. 1973. Гипоталамические механизмы кладки яиц у сельскохозяйственных птиц. Автореф. канд. дисс. К.
Мицкевич М. С. 1972. Гормональная регуляция процессов в раннем онтогенезе. В сб.: «Ведущие факторы онтогенеза». К.
Новиков Б. Г., Мельник Л. А. 1971. Влияние однократного введения маммофизина, окситоцина и адреналина на акт кладки яиц и функциональное состояние гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы. В сб.: «Реферативная информация», сер. биол., в. 5. К.
Новиков Б. Г., Мельник Л. А., Данилова О. В. 1971. Функциональное состояние гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы у птиц в период яйцекладки. В сб.: «Проблемы физиологии гипоталамуса», в. 5. К.
Новиков Б. Г., Птица А. Н. 1971. Фактор возраста в реакции компенсаторной гипертрофии эндокринных желез у птиц. Мат-лы симпоз. «Гормональные факторы индивидуального развития». М.
Новиков Б. Г., Руднева Л. М. 1964. Зависимость функции яичника у уток от гипоталамуса. Журн. общ. биол., т. 25, № 5.
Их же. 1968. Гипоталамические структуры, ответственные за регуляцию функции гонад. В сб.: «Нейро-эндокринные корреляции». Обнинск.
Их же. 1970. Гонадотропная функция аденогипофиза при электролитическом повреждении различных зон гипоталамуса. В сб.: «Проблемы физиологии гипоталамуса», в. 4. К.
Их же. 1973. Гипоталамические структуры, принимающие участие в регуляции тропных функций гипофиза. Там же, в. 7. К.
Новиков Б. Г., Руднева Л. М., Птица А. Н. 1967. Значение гипоталамуса в развитии функции гонад у птиц. Там же, в. 1. К.
Новиков Б. Г., Руднева Л. М., Феликс Л. С. 1966. Значение гипоталамуса в росте и развитии гонад у птиц. В сб.: «Становление эндокринных функций в зародышевом развитии». М.
Птиця О. М. 1964. До аналізу механізмів компенсаторної гіпертрофії гонад у птахів. ДАН УРСР, № 5.
Светозаров Е. А., Штрайх Г. Г. 1940. Значение света в общем росте и половом развитии птиц. Тр. ИЭМ, т. XVII.
Benoit J., Assenmacher J. 1955. Le controle hypothalamique de l'activite préhypophysaire gonadotrope. J. Physiol. (France), t. 47, № 3.
Burrows W. H., Fraps R. M. 1972. Action of vasopressin and oxitocin in Causing premature oviposition by Domestic fowl. Endocrinology. v. 30, № 5.
Chader G., Vielle C. 1970. Uptake of oestradiol by the rabbit hypothalamus specifity of binding by nuclei in vitro. Biochem. J., v. 118, № 1.
Eisenfeld A. 1970. H-estradiol: in vitro binding to macromolecules from the rat hypothalamus anterior pituitary and uterus. Endocrinology, v. 86, № 6.
Ishii S., Hirano T., Kobayashi H. 1962. Neurohypophysial hormones in the avian median eminence and pars nervosa. Gen. and Compar. Endocrinol., № 5.
Oksche A. 1970. Discussion in: Fine structure and adrenergic mechanism of the median eminence in relation to gonadotropic activity of the adenohypophysis (Kobayashi H.). Colloq. int. CNRS, Paris, № 172.
Opel H. 1965. Oviposition in chickens after removal of the posterior lobe of the pituitary by on improved method. Endocrinology, v. 76, № 4.
Sharp P. J., Follett B. K. 1969. The effect of hypothalamic lesions on gonadotrophin release in Japanese quail (Coturnix coturnix japonica). Neuroendocrinology, v. 5, № 3—4.
Stetson M. H. 1971. Control mechanisms in the avian hypothalamo-hypophyseal-gonadal axis. Dissertation Abstracts, B, 32. University of Washington.
Idem. 1972. Hypothalamic Regulation of Testicular Function in Japanese Quail. Zschrt. Zellforsch., v. 130, № 3.
Idem. 1973. Recovery of Gonadal Function following Hypothalamic Lesions in Japanese Quail. Gen. and Compar. Endocrinology, v. 20.

Поступила 12 VII 1973 г.

MECHANISMS OF SEASONAL CYCLICITY OF BIRDS REPRODUCTION

Communication I. Hypothalamic Control of Gonad Development and Function

B. G. Novikov, L. M. Rudneva

(State University, Kiev)

Summary

The article deals with the results of studies in hypothalamic mechanisms of reproductive function regulation in birds. The problem of gonads prefunctional development, localization in hypothalamus structures, participating in hypophyseal gonadotropic function regulation, egg-shell formation and oviposition are considered. Basing on the results of the authors own investigations and the data from literature the inner mechanisms of season periodicity in birds reproduction are analysed.